

О ГЕНЕТИКЕ ПОЛА У КОНОПЛИ (*CANNABIS SATIVA* L.)

К. В. Квитко

Посевная конопля (*Cannabis sativa* L.) по половому типу является двудомным растением. Двудомность сопровождается одновременностью созревания мужских и женских растений, что не позволяет механизировать уборку стеблей. Существующие в настоящее время однодомные сорта мало продуктивны и не устойчивы по основному признаку — однодомности. При выведении новых сортов однодомной конопли требуется знание генетики пола.

Следует различать детерминацию (определение) и дифференциацию (развитие) пола. Под детерминацией понимается момент закладки потенций развития, а под дифференциацией — реализация этих возможностей в конкретных условиях развития. Отсюда ясно, что онтогенетическое изменение пола не означает изменения характера его наследственного определения.

В отечественной литературе последних лет (Аринштейн, 1956; Аринштейн и Пелипенко, 1959; Гуржий и Мережко, 1959) наследование пола изучается без учета хорошо установленных явлений гомогаметичности и гетерогаметичности полов у двудомных растений (Sorensen, 1928; Бреславец, 1934; Рыжков, 1936; Гришко, 1937; Гришко и др., 1937; Sengbusch, 1952; Westergaard, 1958).

Наличие гетерогаметичного и гомогаметичного полов подразумевает определение пола в момент оплодотворения. Если стоять на этой точке зрения, то нужно доказать, что отклонение от теоретически ожидаемого соотношения по полу у двудомной конопли (1 : 1) связано с более частой гибелью, негативным отбором одного из полов в данных условиях развития. В ряде случаев нами показано существование такого негативного отбора.

В данной работе разбирается три вопроса: изменение пола растений под влиянием условий развития, наследование основных половых типов у конопли и влияние различных форм негативного отбора на соотношение полов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проводилась с 1956 по 1959 г. в Петергофском биологическом институте Ленинградского университета. Объектом исследования были северные и среднерусские сорта конопли: Архангельская, Кировская, Ново-заимская, Новгород-северская, Среднерусская однодомная и сорт немецкого происхождения — Бернбургская однодомная. Семена исходных форм были получены из ВНИИ лубяных культур (г. Глухов)

и Всесоюзного  
грунте, на деле  
изводился в к  
была значител  
нием растений  
Приемы гибри  
чухина (1937  
30 дней до ск  
один день до  
ные изоляторы  
растений.

Измене  
нием внеш  
лось многими  
ся у Мининой

Наиболее  
на пол облада  
в опытах Мол  
фнера (Schaff  
Бреславец (19  
севица (Matus  
Силли (North  
(1956); Арин  
ронвала (Siro  
коротком дне  
но быстро раз  
большом проц  
у мужских ра  
точные, интер  
тельном коре  
мужских расте

В наших с  
та) у конопли  
кое угнетение  
приводил к об  
цветков (рис.  
периодическог  
менившие свои  
ному выражен  
было никаких  
ла не затрагив

Известно,  
В опытах При  
вало образова  
ских растений  
(Левченко, 19  
у бутонизирую  
если на пазуш  
растения нане  
ство, употребл  
агентами, то  
вращение пола

и Всесоюзного института растениеводства. Растения выращивались в грунте, на делянках метровой ширины и в ящиках с землей. Посев производился в конце мая — начале июня, когда естественная длина дня была значительно больше 10—12 ч. Короткий день создавался затенением растений с 18 ч до 10 ч следующего дня (8 ч света и 16 ч темноты). Приемы гибридизации соответствовали рекомендациям Гришко и Гречухина (1937). Изоляция материнских растений производилась за 30 дней до скрещивания, пыльца обычно собиралась не ранее, чем за один день до опыления. В работе использовались клеенные пергаментные изоляторы. Соотношение полов учитывалось в момент цветения всех растений.

S SATIVA L.)

#### ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Изменение хода дифференциации пола под влиянием внешних условий. Превращение пола растений наблюдалось многими исследователями. Хорошие сводки по этому вопросу имеются у Мининой (1952) и Хеслоп-Харрисона (Heslop-Harrison, 1957).

ому типу является  
разновременностью  
оляет механизиро-  
время однодомные  
признаку — одно-  
конопли требуется

и дифференциацию  
мент закладки по-  
ия этих возможно-  
о онтогенетическое  
го наследственного

Аринштейн, 1956;  
1959) наследование  
чений гомогаметич-  
ний (Coggens, 1928;  
ишко и др., 1937;

лов подразумевает  
оять на этой точке  
ически ожидаемого  
вано с более частой  
ных условиях раз-  
такого негативного

ение пола растений  
ных половых типов  
бора на соотноше-

офском биологиче-  
ском исследовании  
ангельская, Киров-  
ская однодомная и  
однодомная. Семена  
культур (г. Глухов)

Наиболее эффективным воздействием на пол обладает фотопериод. Это показано в опытах Моляра (Molliard, 1898), Шаффнера (Schaffner, 1921, 1923, 1928, 1935), Бреславец (1936); Левченко (1937); Матусевича (Matusewicz, 1953); Бортвика и Сцилли (Borthwic a. Scully, 1954); Руденко (1956); Аринштейн и Лосевой (1958); Сиронвалля (Sironval, 1959). Выяснено, что на коротком дне конопля начинает ненормально быстро развиваться, женские растения в большом проценте дают мужские цветки, а у мужских растений появляются промежуточные, интерсексуальные цветки; при длительном короткодневном воздействии на мужских растениях завязываются семена.

В наших опытах короткий день (8 ч света) у конопли Ново-заимская вызывал резкое угнетение роста, ускорял развитие и приводил к образованию интерсексуальных цветков (рис. 1). После прекращения фотопериодического воздействия морфогенез нормализовался. Растения, изменившие свой пол, затем в естественных условиях перешли к нормальному выражению пола. У растений со смещением пола в потомстве не было никаких отклонений от контроля. Следовательно, превращение пола не затрагивало его наследования.

Известно, что повреждение растения приводит к превращению пола. В опытах Притчарда (Pritchard, 1916) удаление цветков и бутонов вызвало образование цветков противоположного пола на мужских и женских растениях. Подобное же явление наблюдали другие исследователи (Левченко, 1937; Sengbusch, 1952). В наших опытах удаление соцветия у бутонизирующего мужского растения не вызвало изменения пола. Но если на пазушные почки такого обезглавленного (декапитированного) растения нанести ланолин — физиологически нейтральное, вязкое вещество, употребляемое для приготовления паст с биологически активными агентами, то побеги из этих почек повреждаются и наблюдается превращение пола (табл. 1).

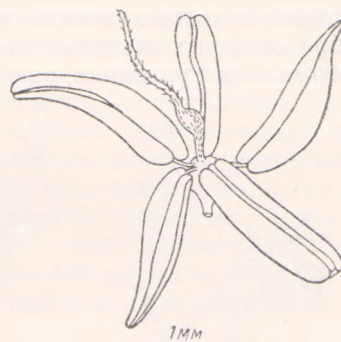


Рис. 1. Гермафродитный цветок, развившийся на мужском растении конопли под влиянием короткого светового дня, состоит из пяти тычинок и слабо развитого пестика.



Таблица 1

Изменение пола у декапитированных мужских растений Ново-заимской конопли нанесением на почки ланолина

Год опыта, вариант	Всего растений	В том числе			% превращения
		без изменения	погибли побеги	с превращением	
1957 г. с ланолином . . . . .	46	5	23	18	39,1
" без ланолина . . . . .	42	42	0	0	0
1958 г. с ланолином . . . . .	103	42	20	41	39,8
" без ланолина . . . . .	36	36	0	0	0

В опытах, проведенных дважды, поврежденные мужские растения изменяли свой пол лишь при обмазывании почек ланолином.

Обмазывание ланолином нарушает дыхание побега, вязкая среда ланолина сдерживает его растяжение, в результате ткани мужского растения формируют женские цветки, которые в ряде случаев дают и семена. Изменение пола произошло только на обработанных ветвях, причем и на них носило обратимый характер. Все мужские растения, образовавшие женские цветки и даже завязавшие семена, позднее, в нормальных условиях, развили мужские соцветия (рис. 2).

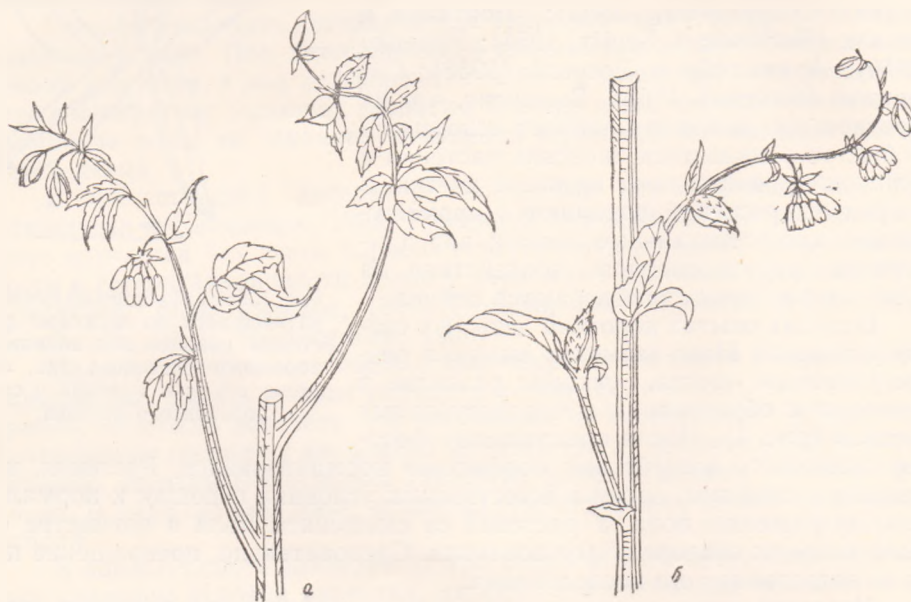


Рис. 2. Мужские растения, завязавшие семена после нанесения ланолина.

*а* — обработанная и необработанная ветви одного мужского растения — превращение пола произошло лишь на обработанной ветви; *б* — растение с семенами, где произошло возвращение к нормальному типу соцветия — мужскому.

Однодомная конопля по своей природе — промежуточная форма, и превращения у нее должны осуществляться легко. Был проведен учет частоты появления женских растений в посеве однодомной Бернбургской конопли при выращивании летом на естественном освещении и зимой под лампами типа ДС-30.

При естественном — от 23.

Механизм, связанный с метабол мужских растений в тканях ведет к Heslop-Harrison J. изменения ход метабол, т.е. превращение.

Наследование, женский, изменение полов, образует одинаковые двух типов (гетероопределяется указ.

Правильность, ким способом: сам, пола с третьим —, растения потомств, ветств. у гетеро, типа потомков: од, рога метичного ро, вое сочетание гам, опыта Бортвика, получено 40 000 се, зались женскими, вале (1959). Он, выживших на 100, детельствует о го, ности мужских.

В наших опы, ной конопли с указ, двудомной конопл, щепления, получен, ваны. Результаты, опытов первого го, тичности женских, типа) и гетерогаме, и треть мужского), (вар. 3 и 4) дало, с мужскими (вар. 3, с ожидаемым при г, гетерогаметичности, нерусской конопли, с ожидаемым. Веро, ных однодомных, масса гамет (98—9, следовательно, пода, Наличие примеси г, соотношения в стор, часть гетерогамети, была отнесена к же, большинстве вари, в потомстве от скр,

Таблица 1  
З-заимской конопля

ле	%
с превра- щением	превра- щения
18	39,1
0	0
41	39,8
0	0

Мужские растения  
том.  
та, вязкая среда  
ткани мужского  
случаев дают и  
таных ветвях.  
Мужские растения,  
ена, позднее, в.



и ланолина.  
пола произошло лишь  
альному типу соще-  
ная форма, и  
проведен учет  
Бернбургской  
ении и зимой

При естественном освещении практически не наблюдалось превращения пола (одно женское на 355 однодомных растений), а при искусственном — от 23 до 49% растений изменило выражение пола на женское.

Механизм подобных превращений физиологический и, по-видимому, связан с метаболизмом ростовых веществ в точке роста, так как для мужских растений конопля показано, что увеличение количества ауксина в тканях ведет к образованию женских цветков (Heslop-Harrison, 1956; Heslop-Harrison J. a Y., 1957a, 1957b). Таким образом, внешние условия, изменяя ход метаболических процессов в организме, могут вызвать обратимое превращение пола у двудомной конопля.

Наследование основных половых типов (мужской, женский, однодомный). В двудомной конопле соотношение полов обычно близко 1 : 1. Это указывает, что один из родителей образует одинаковые по полу гаметы (гомогаметичность), а другой — двух типов (гетерогаметичность) в соотношении 1 : 1. Вероятно, этим и определяется указанное соотношение мужских и женских растений.

Правильность этого положения для конопля можно проверить двояким способом: самоопыляя превращенное растение или скрещивая оба пола с третьим — однодомным. В случае самоопыления гомогаметичного растения потомство должно быть родительского типа и однородно. Соответственно у гетерогаметичных растений самоопыление должно дать три типа потомков: одна четверть гомогаметичного пола, две четверти гетерогаметичного родительского типа и одна четверть — совершенно новое сочетание гамет, чаще всего не жизнеспособное. Действительно в опытах Бортвика и Сцилли (1954) от самоопыления женских растений получено 40 000 семян, из них были посеяны 25 000 и все растения оказались женскими. Самоопыление мужских растений проведено Сиронвалем (1959). Он наблюдал гибель значительной части потомства и из выживших на 100 женских растений приходилось 166 мужских. Это свидетельствует о гомогаметичности женских растений и о гетерогаметичности мужских.

В наших опытах 1958 и 1959 гг. были скрещены два сорта однодомной конопля с указанными выше двудомными сортами. Поскольку сорта двудомной конопля проявили себя единообразно, то данные учета расщепления, полученные соответственно в 1959 и 1960 гг., были суммированы. Результаты этих опытов приведены в табл. 2. Учет потомства из опытов первого года (вар. 1 и 2) подтверждает положение о гомогаметичности женских и однодомных растений (99% растений женского типа) и гетерогаметичности мужских (две трети растений женского типа и треть мужского). Скрещивание однодомной Бернбургской с женскими (вар. 3 и 4) дало 100% растений женского типа, а при скрещивании с мужскими (вар. 5) половину мужских растений. Это вполне совпадает с ожидаемым при признании гомогаметичности женских и однодомных и гетерогаметичности мужских растений. Скрещивание однодомной Среднерусской конопля (вар. 1, 2, 6—10) не дает столь близкого совпадения с ожидаемым. Вероятно, это можно объяснить примесью гетерогаметичных однодомных, порождающих обычную посконь. Однако основная масса гамет (98—99%) однодомной Среднерусской конопля однотипна; следовательно, подавляющая часть растений этого сорта гомогаметична. Наличие примеси гетерогаметичных особей подтверждается отклонением соотношения в сторону женского типа (варианты 8—10). В этих случаях часть гетерогаметичных растений, являющихся однодомными, при учете была отнесена к женскому типу. Соотношение однодомных и женских в большинстве вариантов скрещивания очень непостоянно. Как правило, в потомстве от скрещивания однодомных и гибридных растений преоб-



Таблица 2

Соотношение полов в потомстве от скрещивания однодомных ( $\sigma\sigma$ ) с женскими ( $\varphi\varphi$ ), мужскими ( $\sigma\sigma$ ) и гибридными растениями ( $г\varphi$ ,  $г\sigma$ )

№ вариан- та	Пол и генотип родителей	Число посеян- ных семян	Число учтенных растений	Из них по полу			По габитусу в %	
				♀	♂	♂	♀	♂
Однодомная Среднерусская 1958—1959 гг.								
1	♀×♂	625	389	378	7	4	99,0	1,0
2	♂×♂	524	243	144	18	81	66,8	33,2
Однодомная Бернбургская 1956—1960 гг.								
3	♀×♂	153	47	29	18	0	100,0	0,0
4	г♀×♂	72	33	10	26	0	100,0	0,0
5	♂×♂г	300	155	24	59	72	53,5	46,5
Однодомная Среднерусская 1959—1960 гг.								
6	♀×♂	16	12	9	3	0	100,0	0,0
7	г♀×♂	368	250	90	155	5	97,8	2,2
8	♂×♂г	131	73	0	52	21	71,2	28,8
9	♂×♂г	141	59	24	7	28	52,6	47,4
10	♂×♂г	128	44	8	21	15	66,0	34,0

Примечание. Гибридные растения ( $г\varphi$ ,  $г\sigma$ ) взяты из первого поколения скрещиваний вар. 1 и 2.

ладают однодомные формы. Приведенные случаи указывают на полифакториальность однодомности.

Наши материалы позволяют заключить, что двудомность доминирует над однодомностью, но условия могут ослабить степень доминирования, что следует из различия результатов 1959 и 1960 гг. Женский пол является гомогаметичным, мужской гетерогаметичным, а однодомные растения в большей части случаев также гомогаметичны. Подобные же результаты на большом материале получены в опытах Гоффмана (Hoffman, 1947) и Зенгбуша (1952), что хорошо согласуется с фактами, установленными и для других двудомных растений (Correns, 1928; Рыжков, 1936; Габе, 1939; Allen 1940; Westergaard, 1958 и др.).

Сдвиг соотношения полов и различные формы негативного отбора. Часто сдвиг соотношения полов рассматривают как результат изменения хода формирования пола, приводящего к его превращению. Однако такое изменение обратимо. Превращенное растение легко отличить от мужских и женских растений по его промежуточности. Поэтому изменения в соотношении полов автор склонен относить к явлениям избирательной гибели в разные фазы развития растений. Если имеется связь между сдвигом соотношения полов и гибелью определенной части потомства, то логично предположить, что в соотношении полов, сложившееся в момент оплодотворения, вносит изменения различная выживаемость того или иного пола на разных этапах онтогенеза.

Опыление пылью, хранившейся от одного до шестнадцати дней, сказалось на жизнеспособности потомства, что в свою очередь вызвало

сдвиг соотношения полов пылью гибридных растений. Гибель действует и после оплодотворения, что происходит чаще.

Сдвиг соотношения

Возраст пыльцы (в днях)	%
Свежая	5
2	5
4	6
6	7
8	7
10	7
12	7
14	7
16	8

Потомство гибридных растений. Изучение соотношения полов у гибридных растений этого поколения достоверно отличается от среднего. Как и в типичном аналогичном случае, между выживаемостью процентов мужских и женских растений в отдельных случаях наблюдается положительная корреляция ( $r = +0,6$ ). В дальнейшем случае более низкой выживаемости имели место гибридные растения.

Более ясная картина получилась при изучении выживаемости растений в течение всходов и цветения. Результаты опытов отражены на рис. 3. В весу фракции пыльцы, которая не высеивалась в неблагоприятных условиях. Как и в случае с гибридными растениями, не было отмечено снижения всхожести после всходов (рис. 3, I), а сдвиг в процентном содержании

Таблица 2

ных (♂♂) с женскими  
и (♀♀, г♂)

	По габитусу в %	
	♀	♂
1959 гг.		
	99,0	1,0
	66,8	33,2
1960 гг.		
	100,0	0,0
	100,0	0,0
	53,5	46,5
1960 гг.		
	100,0	0,0
	97,8	2,2
	71,2	28,8
	52,6	47,4
	66,0	34,0

из первого поколения

казывают на поли-

удомность домини-  
в степень домини-  
1960 гг. Женский  
ичным, а однодом-  
етичны. Подобные  
опытах Гоффмана  
асуется с фактами,  
ogrens, 1928; Рыж-  
р.).

ые формы не-  
ов рассматривают  
приводящего к его  
евращенное расте-  
о его промежуточ-  
о склонен относить  
азвития растений.  
в и гибелью опре-  
что в соотношение  
т изменения раз-  
этапах онтогенеза.  
шестнадцати дней,  
о очередь вызвало

сдвиг соотношения полов (табл. 3). Поскольку в вариантах с более старой пыльцой гибнет больше растений, то можно предполагать, что отбор действует и после оплодотворения, причем гибель мужских растений происходит чаще.

Таблица 3

Сдвиг соотношения полов у конопли Новгород-северская при опылении пыльцой разного срока хранения  
(Данные В. С. Федорова и К. В. Квитко)

Возраст пыльцы (в днях)	% погибших растений	Число выживших растений	% мужских	Достоверность отличий по полу от контроля (t)
Свежая	58,1 ± 1,07	888	48,9 ± 1,68	—
2	53,9 ± 0,8	1691	47,0 ± 1,23	0,9
4	67,7 ± 0,9	899	44,6 ± 1,66	2,1
6	70,2 ± 1,0	645	39,3 ± 1,8	5,1
8	77,1 ± 1,2	285	38,2 ± 2,8	3,3
10	71,2 ± 1,2	746	33,1 ± 1,7	7,3
12	77,3 ± 1,8	495	30,9 ± 2,4	6,2
14	72,1 ± 0,9	587	36,1 ± 2,0	4,9
16	84,7 ± 0,8	309	32,4 ± 2,4	5,3

Потомство 20 растений из обычного посева конопли сорта Архангельская (учтено 10 602 растения) в среднем имело  $46,2 \pm 0,48\%$  мужских растений. Но у отдельных растений этот процент достоверно отклонялся от среднего. Как показал статистический анализ, и здесь, между выживаемостью и процентом мужских растений в отдельных семьях была положительная корреляция ( $r = +0,6$ ). Как и в предыдущем случае, образцы с более низкой выживаемостью имели меньше мужских растений.

Более ясная картина получилась при учете выживаемости растений на стадии всходов и от всходов до цветения. Результаты этих опытов отражены на графиках (рис. 3). Различные по весу фракции семян конопли высевались на одной делянке, растения развивались в одинаковых условиях. Каких-либо закономерных связей между весом семян и полом растений не было обнаружено. Но различия по всхожести и выживаемости после всходов у этих образцов показали четкую связь с полом. Снижение всхожести вело к уменьшению числа мужских растений (рис. 3,1), а снижение выживаемости после всходов увеличивало процентное содержание мужских растений (рис. 3,2). Иначе говоря, муж-

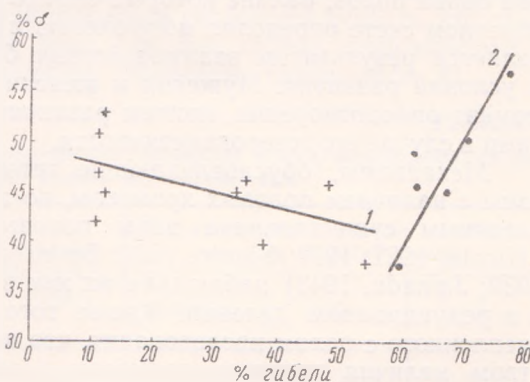


Рис. 3. Зависимость между полом и степенью гибели в разные фазы развития.

1 — Трубчевская конопля, 10 образцов (6168 сем.) с приблизительно равной выживаемостью после всходов (от 82 до 96%), — уменьшение доли мужских растений с увеличением гибели до всходов; 2 — Новгород-северская конопля, 6 образцов (2176 сем.) с равной всхожестью (от 60 до 70%), — увеличение доли мужских растений с увеличением гибели среди всшедших растений.



ские зиготы более часто гибли до стадии всходов, а после всходов гибли преимущественно женские растения.

Важно отметить, что не всякие неблагоприятные факторы ведут к избирательной гибели и сдвигу соотношения полов. При прогреве семян перед посевом до 50—60° резко снижалась выживаемость (с 69,0 до 14,0%), но соотношение полов практически осталось неизменным (с 47,5 до 42,0% мужских растений при ошибке в 4—5%). В настоящее время еще нельзя с уверенностью утверждать, что негативный отбор до всходов направлен против мужского, а после всходов против женского пола. Но факт существования такого отбора несомненен и является следствием физиологических различий между мужскими и женскими зиготами.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Опыты по превращению пола показывают, что растения конопли потенциально обоепопы (бисексуальны). Для мужских и женских растений, развившихся в нормальных условиях, характерно преобладание одной из этих возможностей, а у однодомных растений проявляются обе эти возможности. Крайние условия внешней среды (короткий день, повреждения), резко меняя метаболизм растения, могут способствовать или проявлению скрытых потенций (временное состояние однодомности) или недоразвитию признаков одного пола у наследственно однодомных растений. Это согласуется с общепринятой в генетике балансовой теорией пола (Bridges, 1925; Goldschmidt, 1955). Бисексуальность растений обеспечивается наличием у каждого растения системы генетических факторов обоих полов, баланс которых определяет норму реакции растения, в конечном счете определяя морфологию и функции цветка. Пол растения является результатом взаимодействия баланса генетических факторов и условий развития. Мужской и женский тип баланса складывается в момент оплодотворения, причем различия привносятся мужскими гаметами в случае его гетерогаметичности.

Механизмы, обуславливающие гетерогаметичность, не всегда связаны с наличием половых хромосом, но для конопли можно считать доказанным существование пары половых хромосом. Многие авторы (Hirata, 1927, 1929; Sinoto, 1928; Бреславец, 1934; Дрига, 1937; Маскау, 1939; Jamada, 1943) наблюдали их как в соматических пластинках, так и в редукционном делении. Кроме того, для конопли описаны факты сцепленного с полом наследования, что является косвенным доказательством наличия половых хромосом (Joshihaka, 1938; Левченко, 1940). У женских растений эта пара состоит из одинаковых *x*-хромосом. У мужских растений имеется одна *x*-хромосома и парная, но не гомологичная ей, *y*-хромосома. Поэтому у них в двух пыльцевых зернах одной тетрады оказывается *x*-, а в двух других *y*-хромосома.

Соотношение пыльцы, а следовательно, и соотношение гамет с *x*- и с *y*-хромосомами равно 1 : 1. Все яйцеклетки имеют *x*-хромосому. Ясно, что при оплодотворении вероятности появления зигот *xx* и *xy* равны, т. е. соотношение их — 1 : 1. При самоопылении женских растений все зиготы будут лишь с *xx*-структурой, т. е. в потомстве будут только женские растения (ср. Borthwic a. Scully, 1954). При самоопылении мужских растений возможны сочетания  $1xx^{\frac{1}{2}} : 2xy^{\frac{1}{2}} : 1yy^{\frac{1}{2}}$ , последняя комбинация (*yy*) не жизнеспособная (ср. Sironval, 1959).

Здесь необходимо вновь подчеркнуть, что пол определяют, собственно, не половые хромосомы, а целая система факторов генотипа, баланс которой регулируется половыми хромосомами. Генетические

факторы *x*-хромосомы. Путем мутации можно ослаблять и усиливать мужского или женского, т. е. мер, растения, что позволяет разводить формы конопли (Демкин и Астахов). Заключение однодомные растения инцухт позволяют получать гаметики, основанные на

Авторы, ссылаясь на данные по сдвигу соотношения полов, приводят данные, что того или иного приведены данные, что зано выше, то, что ные, опровергающие развития.

В работе от места развития давали больше, чем личия были с В. С. Федоровича данные. Работы Любичина этого явления изменением ста

Зависимость вы

Ярус формирования семян	Соотношение
1—9	33
10—18	54
19—27	64
28 и выше	64

Поскольку слу семян, не так, как делается выполнен яруса обусловли направленности сдвигу соотнош дотворения на долю одного из ния любого по

после всходов гибли  
е факторы ведут к  
При прогреве семян  
аемость (с 69,0 до  
лось неизменным  
—5%). В настоящее  
р негативный отбор  
дов против женского  
нен и является след-  
и женскими зиго-

растения конопля  
и женских расте-  
преобладание  
проявляются обе  
короткий день, по-  
способствовать или  
однодомности) или  
однодомных ра-  
балансовой теорией  
растений обес-  
генетических факто-  
реакции растения, в  
етка. Пол растения  
генетических факторов  
а складывается в  
я мужскими гаме-

ть, не всегда свя-  
можно считать до-  
Многие авторы  
ига, 1937; Маскау,  
х пластинках, так  
и описаны факты  
нным доказатель-  
Левченко, 1940).  
хромосом. У муж-  
не гомологичная  
ах одной тетрады

ение гамет с  $x$ - и  
хромосому. Ясно,  
 $x$  и  $xu$  равны, т. е.  
стений все зиготы  
лько женские ра-  
и мужских расте-  
комбинация ( $yu$ )

определяют, соб-  
факторов генотипа,  
и. Генетические

факторы  $x$ -хромосомы противостоят факторам  $y$ -хромосомы и аутосом. Путем мутации факторы мужской или женской сексуализации могут ослабляться или усиливаться. В результате на генетической основе мужского или женского пола возникают однодомные особи. Так, например, растения Бернбургской однодомной конопля гомогаметичны, что позволяет размножать их в чистоте. Но при разведении однодомных форм конопля из-за ее ветроопыляемости часто происходит засорение (Демкин и Астахова, 1952), что не должно истолковываться как порождение однодомными двудомных. Существуют гетерогаметичные однодомные растения, способные порождать посконь, но даже однократный инцухт позволяет избавиться от этой вредной примеси, так как гетерогаметичные особи дают расщепление.

Авторы, считающие, что определение пола не связано с оплодотворением, а целиком зависит от условий выращивания, опираются на данные по сдвигу соотношения полов. Так, например, Азатян (1950) доказывает это положение рядом цифровых таблиц, где указаны проценты того или иного пола на разных фонах выращивания. Но в его работе не приведены данные о гибели растений в разных вариантах. А, как показано выше, только при учете выживаемости могут быть получены данные, опровергающие гипотезу негативного отбора полов на разных фазах развития.

В работе Любича (1950) доказывается, что пол у конопля зависит от места развития семян в соцветии. Семена с нижних ярусов соцветия давали больше мужских растений, а верхушки — больше женских. Различия были статистически достоверны. Эти опыты были повторены В. С. Федоровым на кафедре генетики ЛГУ, и мы обработали полученные данные. Результаты (первые графы табл. 4) совпали с данными из работы Любича. Но учеты по выживаемости позволяют считать, что причина этого явления иная. Сдвиг пола и в этом случае сопровождается изменением степени гибели потомства (последние графы табл. 4).

Таблица 4

Зависимость выживаемости и соотношения полов от яруса формирования семени у конопля сорта Архангельская

Ярусы формиров. семян	Соотношение полов в % (по Любичу)		Число посеянных семян	Соотношение с учетом погибших (в % к числу семян)		
	♀	♂		погибло	♀	♂
1—9	52,5	47,5	6515	59,0	21,5 ± 0,5	19,5 ± 0,5
10—18	58,0	42,0	5296	37,0	36,5 ± 0,7	26,5 ± 0,6
19—27	64,0	36,0	2096	34,9	41,6 ± 1,1	23,5 ± 0,9
28 и выше	64,3	35,7	492	15,1	53,9 ± 2,2	31,0 ± 2,1

Поскольку наивысший процент женских растений, отнесенных к числу семян, не превышает достоверно 50%, эти данные нельзя толковать так, как делает это Любич в своей работе. Различия по зрелости, степени выполненности и другие особенности семян с верхнего и нижнего яруса обусловили различия в выживаемости полов, создали различия в направленности и интенсивности негативного отбора, что и привело к сдвигу соотношения полов от 1 : 1, которое складывается в момент оплодотворения на всех ярусах. Негативный отбор может только уменьшить долю одного из полов, и поэтому лишь те опыты, где процент содержания любого пола, вычисленный от числа посеянных семян, статистиче-



ски достоверно превысит 50%, являясь основанием для вскрытия новых закономерностей в наследовании пола у растений.

### ВЫВОДЫ

1. Короткий день, искусственный свет и повреждения, влияющие на морфогенез, вызывают обратимые превращения пола. Это подтверждает потенциальную бисексуальность растений конопли.

2. Двудомность доминантна по отношению к однодомности женского типа, степень доминантности определяется условиями развития. Мужской пол доминирует над женским и однодомным женского типа.

3. Женские растения конопли дают одинаковые по факторам пола гаметы (гомогаметичны), мужские — гетерогаметичны. Однодомные женского типа — гомогаметичны. В однодомной Среднерусской конопле небольшая часть растений является гетерогаметичной. Для выделения гомогаметичных однодомных необходимо применять инцухт.

4. Негативный отбор может сдвигать соотношение полов. Гибель до всходов снижает число мужских, а после всходов — женских растений; старение пыльцы ведет к уменьшению числа мужских растений.

### GENETICS OF SEX IN THE HEMP (*CANNABIS SATIVA* L.)

*K. V. Kvitko*

Sex inheritance and phenogenetics in the hemp have been studied experimentally. Cases of sex reversion induced by mechanical injury or by abnormal photoperiod have been observed. Female plants are homogametic, as well as monoecious plants having female habitus. Monoecy is recessive with respect to female sex. Males are heterozygous with respect to an epistatic factor. High mortality of seedlings before their emergence and after the emergence was observed to decrease and to increase the sex ratio respectively. The senescence of the pollen resulted in a considerable decrease of viability in general, and in particular, of the proportion of male specimens.

### ЛИТЕРАТУРА

- Азатян А. Н. 1950. Сб. научн. тр. Арм. с.-х. ин-та, 6: 37—41.  
 Аринштейн А. И. 1956 «Лен и конопля», 1: 29—32.  
 Аринштейн А. И., З. Е. Лосева. 1958. Тр. по прикл. бот., селекции и генетике. 31, 3: 201—211.  
 Аринштейн А. И., А. И. Пелипенко. 1959. «Агробология», 2: 298—301.  
 Бреславец Л. П. 1934. Тр. по прикл. бот., селекции и генетике, сер. II, 6: 103—141.  
 Бреславец Л. П. 1936. Бюлл. МОИП, сер. биол., 45, 3: 182—189.  
 Габе Д. Р. 1939. Докл. АН СССР, 23, 5: 477—480.  
 Гришко Н. Н. 1937. Одновременно созревающая конопля. М., Сельхозгиз.  
 Гришко Н. Н., Е. И. Гречухин. 1937. Тр. ВНИИ конопли, вып. 5: 5—25.  
 Гришко Н. Н., В. И. Левченко, В. И. Селецкий. 1937. Тр. ВНИИ конопли, вып. 5: 73—103.  
 Гуржий Е. С., В. С. Мережко. 1959. «Лен и конопля», 12: 25—27.  
 Демкин А. П., А. В. Астахова. 1952. Тр. ВНИИ лубяных культур. вып. 21: 129—144.  
 Дрига И. Е. 1937. Тр. ВНИИ конопли, вып. 5: 65—72.  
 Левченко В. И. 1937. Тр. ВНИИ конопли, вып. 5: 109—124.  
 Левченко В. И. 1940. Вестник техн. культур, 2: 14—16.  
 Любич Ф. П. 1950. «Агробология», 1: 153—155.  
 Минина Е. Г. 1952. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М., Изд. АН СССР.  
 Рыжков В. Л. 1936. Генетика пола. Харьков, Медгиз.

Руденко Ф. Е. 1940.  
 Allen C. V. 1940.  
 Borthwick H. A.  
 Bridges C. B. 1928.  
 Correns C. 1928.  
 Pflanzen, Ber.  
 Heslop-Harris.  
 Heslop-Harris.  
 Heslop-Harris.  
 Sect. B, 66, 4/2.  
 Heslop-Harris.  
 Sect. B, 66, 4/2.  
 Hirata K. 1927. J.  
 Hirata K. 1929. J.  
 Hoffman W. 1941.  
 Joshihata J. 1931.  
 Goldschmidt R.  
 Mackay E. L. 1931.  
 Matusiewicz E.  
 Molliard M. 1891.  
 Pritchard F. 1911.  
 Schaffner J. H.  
 Schaffner J. H.  
 Schaffner J. H.  
 Sengbusch R. 1911.  
 Sinolo L. 1928. P.  
 Sironval C. 1959.  
 Westergaard M.  
 Yamada J. 1943.

аскрытия новых

я, влияющие на  
о подтверждает

ности женского  
развития. Муж-  
ого типа.

факторам пола  
Однодомные  
русской конопле  
Для выделения  
хт.

олов. Гибель до  
ских растений;  
астений.

VA L.)

ve been studied  
anical injury or  
nts are homoga-  
is. Monoecy is  
ous with respect  
their emergence  
increase the sex  
a considerable  
e proportion of

секции и генетике.

е: 298—301.  
ер. II, 6: 103—141.

ьхозгиз.  
5: 5—25.  
ВНИИ конопля,

—27.  
культур. вып. 21:

оров внешней сре-

- Руденко Ф. Е. 1956. Бот. ж., 41, 6: 868—876.  
Allen C. V. 1940. Bot. rev. Lancaster, 6, 6: 227—310.  
Borthwic H. A. and H. J. Scully. 1954. Bot. gas. Chicago, 116: 14.  
Bridges C. B. 1925. Amer. nat., 59: 127—137.  
Correns C. 1928. Bestimmung, Vererbung, Verteilung des Geschlechtes der höheren Pflanzen. Berlin.  
Heslop-Harrison J. 1956. Physiol. plant. Coppeng., 9: 558.  
Heslop-Harrison J. 1957. Biol. rev., 32, 1: 38—99.  
Heslop-Harrison J. and Y. Heslop-Harrison. 1957a. Proc. Roy. soc. Edinburgh. Sect. B, 66, 4/21: 409—423.  
Heslop-Harrison J. and Y. Heslop-Harrison. 1957b. Proc. Roy. soc. Edinburgh. Sect. B, 66, 4/22: 424—434.  
Hirata K. 1927. J. genetics, 69, 1: 65—79.  
Hirata K. 1929. Jap. j. genetics, 4: 198—201.  
Hoffman W. 1947. Züchter, 17/18: 257—277.  
Joshihata J. 1938. J. genetics, 35, 3: 431—432.  
Goldschmidt R. 1955. Theoretical genetics. Univ. Califor. Press.  
Mackay E. L. 1939. Amer. j. bot., 26, 9: 707—708.  
Matusewicz E. 1953. Studia nad fotoperiodyzmem konopu. Posnan.  
Molliard M. 1898. Rev. génér. bot., 11.  
Pritchard F. 1916. J. hered., 7, 7: 325—329.  
Schaffner J. H. 1921. Bot. gaz. Chicago, 71: 197.  
Schaffner J. H. 1923. Ecology, 4: 323.  
Schaffner J. H. 1928. Amer. j. bot., 15: 77.  
Schaffner J. H. 1935. Bull. Torrey bot. Cl., 62: 387.  
Sengbusch R. 1952. J. Pflanzenzücht., 3: 319—338.  
Sinoto L. 1928. Proc. Acad. Japan, 4: 175—177.  
Sironval C. 1959. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 91, 2: 255—265.  
Westergaard M. 1958. Adv. genetics, 9: 217—281.  
Yamada J. 1943. Sci. Ken. Joho, 2: 64—68.